Gedruckt mit Unterstützung aus dem Jerome und Margaret Stonborough-Fonds

Über den Einfluß des Lichtes auf die Gestaltung der *Bowiea volubilis* sowie über die Vermehrung und den Bau ihrer Zwiebel

Von

Wilhelm Figdor

(Mitteilung Nr. 138 aus der Biologischen Versuchsanstalt der Akademie der Wissenschaften in Wien. Pflanzenphysiologische Abteilung, Vorstand W. Figdor)

(Mit 2 Textfiguren)

Vorgelegt in der Sitzung am 19. Jänner 1928

Gelegentlich meiner Studien über den Aufbau der Pflanze in Abhängigkeit vom Licht erschien es mir auch wünschenswert zu untersuchen, inwieweit gänzlicher Lichtmangel die Verzweigung oberirdisch wachsender, vegetativer Sprosse von monokotylen Pflanzen beeinflußt. Als eine für derartige Untersuchungen sehr geeignete Art erschien mir u. a. die vom morphologischen wie physiologischen Gesichtspunkte aus interessante, in Südafrika heimische Liliacee *Bowiea volubilis* Harv ex Hook. fil. Bei der Durchsicht der Literatur fiel mir auf, daß D. T. Mac Dougal[1] die Etiolementserscheinungen bei eben demselben Zwiebelgewächs bereits beschrieben hat. Da jedoch seine Versuchsergebnisse nicht zur Gänze mit meinem übereinstimmen, soll auf die voneinander abweichenden Beobachtungen hier hingewiesen werden.

Irmisch[2] hat die Entwicklung dieser Pflanze aus dem Samen und ihre Gestaltung unter normalen Kulturbedingungen genau beschrieben. Des Verständnisses halber für die nachfolgenden Zeilen sei nur daran erinnert, daß sich aus der Zwiebel der eben erwähnten Pflanze in unseren Breiten zeitig im Frühjahr (bei Vegetationsbeginn) gewöhnlich ein »Stengelsproß«, wie Irmisch sich ausdrückt (seltener treten zwei auf), entwickelt, der dadurch charakterisiert erscheint, daß er mit zahlreichen kleinen, schmal lanzettlichen Blättchen (Schuppen) versehen ist, die durch ganz verschieden lange Internodien voneinander getrennt sind. Manchmal kommt es sogar auch vor, daß zwei Blättchen in annähernd gleicher Höhe an der Achse stehen, so daß ein eigentlich der Länge nach nicht meßbares Internodium zwischen denselben eingeschaltet erscheint. In den

---

D. T. Mac Dougal: The influence of Light and Darkness upon Growth and Development. Memoirs of the New York Botanical Garden. Vol. II (1903), p. 82 ff.

[2] Vgl. Irmisch Thilo: Die Wachstumsverhältnisse der *Bowiea volubilis* Hrk. fil. (Eingeleitet von Franz Buchenau.) Abhandlungen des Naturw. Vereines Bremen, Bd. VI, p. 433, T. V.

© Verlag Akademie der Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

Achseln der schuppenförmigen Blätter[1] treten regelmäßig Seitenachsen (»Zweigsprosse« nach Irmisch) auf, die in Abhängigkeit von ihrer Lage an der Achse eine verschiedene Längsentwicklung zeigen. Während sich aus der der Zwiebel zunächst stehenden Schuppenachsel oftmals gar kein Seitensproß entwickelt und die zu unterst gebildeten (zwei bis drei) Seitenachsen erster Ordnung manchmal verhältnismäßig kurz bleiben, erreichen die höherstehenden selbst eine Länge bis zu 12 *cm*, die dann gegen die Sproßspitze zu allmählich wieder abnimmt. An den Sprossen erster Ordnung treten solche zweiter Ordnung in größerer Zahl (oftmals bis zu 10) auf,[2] an diesen, und zwar an den basal gelegenen Partien, wiederum solche dritter Ordnung. Eventuell kommt es ebendort auch zur Ausbildung von Sprossen vierter Ordnung. Auf diese Art und Weise kommt ein reich verzweigter Sproßverband zur Entwicklung.

Damit man sich ein Bild von der Größe eines Vertreters dieser Art machen kann, möchte ich nur betreffs eines beliebig herausgegriffenen, ausgewachsenen Exemplars die Längen der einzelnen aufeinander folgenden Internodien eines Stengelsprosses[4] und der in den Achseln der Blattschüppchen entstandenen Seitensprosse erster Ordnung, in Zentimeter ausgedrückt, anführen (letztere Werte erscheinen eingeklammert).

13·5 *cm*, 4·3 (9·5), 2·0 (9·0), 5·4 (9·4), 1·0 (10·2), 5·5 (9·0), 4·0 (9·5), 1·0 (11 0), 4·0 (11·3), 0·6 (11·4), 3·5 (10·6), 1·2 (12·5), 1·0 (11·0), 4·3 (12·0), 2·0 (12·2), 1 1 (12·0), 2·2 (13·0), 2·5 (11 1), 2·5 (11·6), 3·0 (11·6), 0·9 (11·2), 0·8 (12·1), 4·0 (11·7), 2·4 (11·6), 0·3 (11·4), 3·5 (10·5), 1·3 (8·2), 2·4 (9·5), 2·0 (9·0), 0·2 (9·1), 3·0 (7·6), 1·7 (8·0), 1·5 (7·3), 2·5 (7·5), 0·1 (8·0), 1·9 (7·3), 1·6 (6·9), 1·5 (7·0), 1·2 (7·0), 0·4 (6·9), 2·0 (6·5), 0·7 (6·4), 0·2 (6·6), 1·5 (6·5), 0·3 (6·0), 1 1 (5·9), 1·4 (5·5), 0·5 (5·3), 1·3 (5·4) *cm*.

Weiters waren noch sechs, nicht ausgewachsene Internodien (7 *cm* lang) ohne Seitensprosse zu zählen. Die Gesamtlänge betrug 1 138 *m*. Auffällig erscheint, daß das unterste, der Zwiebel zunächst befindliche Internodium hier und auch sonst unverhältnismäßig lang ist im Vergleich zu den höher stehenden. Die Längen der an den Seitensprossen erster Ordnung befindlichen Axillarsprosse zweiter Ordnung, dritter Ordnung und eventuell vorhandener vierter Ordnung

---

[1] Die Stellung der Schuppen an den Sprossen läßt sich schwer feststellen, da die einzelnen Internodien oftmals Torsionen aufweisen. Sie ist scheinbar eine alternierende.

[2] Sie werden bis 5 *cm* lang.

[3] Sämtliche Achsen sowie die schuppenförmigen Blätter sind durch Chlorophyll grün gefärbt; erstere allein sind wohl als die eigentlichen Assimilationsorgane aufzufassen. Nach Goebel's Ansicht ist »der ganze von der Zwiebel entsandte Sproß eigentlich aus einer Infloreszenz entstanden, deren Auszweigungen die Fähigkeit zur Blütenbildung teilweise eingebüßt haben«. Vgl. Goebel. Organographie (zweite umgearbeitete Auflage, 1922), p. 1464 und 1465.

[4] Die Zwiebel, aus der sich dieser entwickelt hatte, wies einen Durchmesser von 6·3 *cm* und eine Höhe von 4·5 *cm* auf.

führe ich nicht an, da sie für die nachfolgenden Ausführungen gegenstandslos sind.

Um den Einfluß der Dunkelheit auf die Ausbildung des Sproßsystems der Pflanze in Erscheinung treten zu lassen, wurden kräftige Zwiebel im Kalthaus unter einem großen, für Licht undurchlässigen Zinkblechsturz kultiviert. Um ganz sicher zu sein, daß nur gesunde, normale Zwiebel zu den Versuchen in Verwendung kamen, leitete ich die Experimente erst ein, als aus den Zwiebeln bereits Stengelsprosse hervorgebrochen waren. (Die Längen der im Licht herangewachsenen Achsen werden bei den einzelnen Versuchen später angegeben werden.) Es zeigte sich nun bei den einzelnen Versuchspflanzen nach einer verschieden langen Dauer der Lichtabwesenheit, daß die Pflanzen eigenartige Etiolementserscheinungen aufweisen. Abgesehen davon, daß die Achsen und schuppenförmigen Blätter[1] des Chlorophylls gänzlich[2] entbehrten, sich also wie gewöhnlich verhalten, beobachtet man auch hier, daß die einzelnen Internodien der Hauptachsen bedeutend länger werden als an Lichtpflanzen, wie dies für dikotyle und zahlreiche monokotyle Pflanzen bekannt ist. Öfters geschieht es aber auch, daß, wenn ein besonders langes Internodium im Laufe der Entwicklung der Pflanze gebildet wird, das zunächst darunter oder darüber befindliche nicht länger wird als dies an normal wachsenden Lichtpflanzen der Fall ist. Aller Wahrscheinlichkeit nach handelt es sich hier um ein korrelatives Geschehen. Daß diese Stengelglieder den an Lichtexemplaren verhältnismäßig kurz bleibenden Internodien entsprechen (vgl. p. 45), ist sehr wahrscheinlich. Mit Sicherheit vermag ich es jedoch nicht zu behaupten, da eine Gesetzmäßigkeit über das Auftreten solcher weder an Licht- noch an Dunkelpflanzen entlang der ganzen Ausdehnung der Achse sich nicht feststellen ließ.

Einige zahlenmäßige Angaben mögen das Gesagte erläutern. Beginn der Dunkelversuche 10. Jänner 1927, Ende derselben 14., beziehungsweise 16. Februar 1927.

Exemplar I. Größter Durchmesser der Zwiebel 6·5 *cm*, Höhe der Zwiebel 4·8 *cm*, Länge des am Licht gebildeten Sprosses 27·2 *cm*. Längen der aufeinanderfolgenden Internodien, von unten nach oben gemessen, bei Abschluß des Versuches: 40 *cm*, 0·5, 3·5, 15·5, 4·5, 4·5, 8·5, 5·5, 13·0, 3·2, 2·0, 12·0, 1·0, 11·3, 4·0, 0·5, 10·4, 3·0, 2·5, 7·0, 0·6, 6·0, 4·5 *cm*. Unentwickelte Sproßspitze mit Blattschüppchen bedeckt, Gesamtlänge 1·635 *m*.

Exemplar II. Größter Durchmesser der Zwiebel 6·3 *cm*, Höhe der Zwiebel 4 *cm*, Länge des Hauptsprosses 15·2 *cm* bei Versuchsbeginn (an demselben hatte sich ein Blättchen von 1 1 *cm* Länge entwickelt).

---

[1] Sie erreichen nur eine Länge von 0·7 bis 0·8 *cm*.

[2] Die Vegetationsspitzen allein blieben verhältnismäßig lange Zeit schwach grünlichgelb gefärbt.

© Verlag Akademie der Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

Längen der aufeinanderfolgenden Internodien: 27·0, 7·0, 3·5, 7·0, 6·0, 7·5, 0·5, 5·5, 7·5, 3·2, 5·3, 5·0, 1·2, 8·5, 0·6, 5·5, 9·5, 0·3, 9·2, 2·7, 5·2, 4·5, 4·0 *cm* (Sproßspitze unentwickelt). Gesamtlänge 1·362 *m*. 20 Seitenachsen gelangten zur Entwicklung.

Aus derselben Zwiebel hatte sich bis zum 21. März des gleichen Jahres ein zweiter Stengelsproß durchaus in Dunkelheit entwickelt (der erste war unterdessen zugrundegegangen), dessen Internodien folgende Längen aufwiesen: 22·5 *cm*, 2·0, 13·0, 6·0, 9·3, 4·5, 1·5, 6·0, 5·2, 2·0, 4·5 *cm* (samt Vegetationsspitze). Gesamtlänge 76·5 *cm*.

Exemplar III. Größter Durchmesser und Höhe der Zwiebel 4·8 *cm*, beziehungsweise 4·3 *cm*. Länge des am Licht gebildeten Sprosses 9 *cm* mit einem daran gebildeten Blättchen von 0·7 *cm* Länge. Längen der einzelnen Internodien, wie oben erwähnt, gemessen: 16·0 *cm*, 7·0, 9·5, 7 5, 6·0, 8·5, 0·5, 14·5, 5·0, 7·0, 5·0, 5·5, 7·0, 1·0, 6·0, 5·5, 4·0, 4·0 *cm*. Sproßspitze von jungen Blattanlagen umgeben, Gesamtlänge 1 195 *m*, Anzahl der Seitensprosse 17

Ich kultivierte diese Versuchspflanze noch weiter bis zum 21. März. Sie hatte an diesem Tag eine Länge von 2·217 *m* erreicht.

Das Auffälligste an all diesen etiolierten Pflanzen und noch vielen anderen, die ich beobachtet hatte, war, daß die auch hier den ganzen Sproß entlang in den Achseln der schuppenförmigen Blätter auftretenden Seitensprosse erster Ordnung stets überall ganz kurz blieben. Sie wurden höchstens 0·6 *cm* lang. Zu einer weiteren Ausbildung von Sprossen zweiter Ordnung an denen erster Ordnung kam es überhaupt nicht. Letztere bilden mit der Hauptachse gewöhnlich einen stumpfen Ablaufwinkel (die schuppenförmigen Blätter, in deren Achseln die Sprosse entstehen, werden dadurch naturgemäß zurückgebogen), so daß die Pflanze eigentlich den Eindruck eines Hakenkletterers macht. Unter normalen Verhältnissen ist sie ein ausgesprochener Spreizklimmer, wie schon Irmisch erwähnt. (In der Jugend scheint sie auch die Fähigkeit zu haben, zu winden.[1]) Ein etiolierendes Exemplar hat offensichtlich das Bestreben, mittels der zurückgewendeten Seitenachsen, Stützpunkte suchend, den Sproßvegetationspunkt möglichst rasch ans Licht zu bringen und verwendet alle, in diesem Fall in der Zwiebel aufgespeicherten Reservestoffe für die Längsentwicklung der Hauptachse, ohne auf die Ausbildung von Seitensprossen[2] Rücksicht zu nehmen. Ein derartig bei Lichtabschluß herangewachsener Sproß erinnert betreffs seines morphologischen Aufbaues lebhaft an einen

---

[1] Ob die *Bowiea*-Sprosse thigmotropisch empfindlich sind, was sehr wahrscheinlich ist, habe ich noch nicht untersucht. Vgl. Figdor: Über die thigmotropische Empfindlichkeit der *Asparagus*-Sprosse. Sitzungsber. d. Akad. d. Wiss. Wien, mathem.-naturw. Kl., Abtlg. I, 124 Band (1915), p. 353 ff.

[2] Sie verhalten sich demnach physiologisch dem Licht gegenüber gerade wie normalerweise die Lamina höherer Pflanzen.

Vorläuferstamm«, wie ihn Molisch[1] für Bambuseen und *Polygonum sachalinense* beschrieben hat.

Wenn Mac Dougal[2] sagt: »A comparison (eines etiolierten Sprosses) with the normal shows that an excessive elongation hes taken place in the basal portion of the shoot, and that the development of the terminal portion hes been hindered and the growth of the branches almost totaly suppressed«, so besteht wohl nur seine Bemerkung bezüglich des Wachstums der Seitensprosse zurecht. Denn, was die ganz besondere Verlängerung in der unteren Partie des Sprosses anbetrifft, so ist ja zu erwähnen, daß das unterste Internodium auch an im Lichte kultivierten Pflanzen immer das längste ist im Vergleich zu den später gebildeten. Unter dem Einfluß der Dunkelheit wird dieses naturgemäß auch länger als alle übrigen Internodien. Und daß die Entwicklung der Endpartie infolge von Lichtmangel gehindert war, kann wohl nicht behauptet werden. Die angeführten Zahlen beweisen dies deutlich. Das Interessanteste an den hier beschriebenen Etiolementserscheinungen ist nach meinem Dafürhalten die Tatsache — D. T. Mac Dougal[3] hat hierauf nicht hingewiesen —, daß das Wachstum von Haupt- und Seitenachsen bei ein und derselben Pflanze unter der Einwirkung desselben Faktors (in unserem Falle bei gänzlichem Fehlen des Lichtes) durchaus verschieden verläuft, insofern nämlich, als das Wachstum der Hauptsprosse im allgemeinen gefördert, das der Seitensprosse nahezu gänzlich unterdrückt wird. Bei Lichtpflanzen ist gerade das umgekehrte Verhältnis zu beobachten. Die einzelnen Internodien der Hauptachse sind hier verhältnismäßig kurz, die Seitenachsen hingegen werden lang und entwickeln sich zudem reichlich. Aller Wahrscheinlichkeit nach werden in beiden Fällen letzten Endes Ernährungsverhältnisse hiefür verantwortlich gemacht werden müssen.[4]

Über den Bau und die Vermehrung der Bowiea-Zwiebel.

In der Literatur über das Genus *Bowiea* fiel mir eine Verschiedenheit der Angaben über einen sofort in die Augen springenden Punkt auf. Während nämlich Hooker[5] die Zwiebeln als grün gefärbt bezeichnet, erwähnt Irmisch,[6] daß sie farblos sind. Wahrscheinlich lagen Irmisch nur von Jugend auf ganz bei Lichtabschluß gewachsene Zwiebel zur Beobachtung vor. Im Dunkeln

---

[1] Molisch: Pflanzenbiologie in Japan (bei G. Fischer in Jena, 1926), p. 185. Vgl. auch Goebel: l. c. p. 1398. Verschiedene *Asparagus*-Arten zeigen nach meinen Beobachtungen ganz ähnliche Wuchsverhältnisse wie die erwähnten *Bambusa*-Arten.

[2] Mac Dougal: l. c. p. 82 bis 84.

[3] Mac Dougal: l. c. p. 84.

[4] Vgl. Goebel: Experimentelle Morphologie (bei B. G. Teubner, Leipzig und Berlin, 1908), p. 70 ff.

[5] Hooker: Beschreibung der *Bowiea volubilis* Harv. ex Hook f. Curtis Botanical Magazine, III. Serie, Bd. 23 (1867).

[6] Irmisch: l. c. p. 433.

© Verlag Akademie der Wissenschaften, Wien; download unter www.biologiezentrum.at

kultiviert sind sie so, wie Irmisch beschreibt (ich habe dies oftmals gesehen), am Lichte ergrünen sie. (Goebel bezeichnet sie auch als grün gefärbt.[1] Die zahlreichen Exemplare, die mir zu meinen Versuchen dienten, wurden stets in der Art herangezogen, daß die Zwiebeln sich ganz außerhalb der Erde befanden, nur dem Boden aufsaßen.) Bei der Kultur zeigte es sich, daß die Sprosse zu ihrer Entwicklung aus dem Reservestoffbehälter verhältnismäßig wenig Wasser benötigen. Von diesem Gesichtspunkt aus erschien es bei dieser, an eine xerophytische Lebensweise angepaßten Pflanze nicht uninteressant, den anatomischen Bau der Zwiebel zu untersuchen, da Irmisch denselben nur ganz allgemein, nebenbei in einer Fußnote (l. c. p. 435) abhandelt.

Die Zwiebel weist im älteren Zustand eine mehr minder kugelige Gestalt auf; gewöhnlich erscheint sie von oben herab stark abgeplattet, so daß die Höhe der Zwiebel bedeutend geringer ist als ihr größter Durchmesser. In der Jugend ist sie oftmals eiförmig gestaltet, wie schon Irmisch angibt, mit nach oben ausgezogener Spitze. Im vorgeschrittenen Alter, nach Verlauf von mehreren Jahren, kann sie eine ganz bedeutende Größe erreichen (ein Durchmesser von mehr als 10 *cm* bei einer Höhe von 6 bis 7 *cm* ist nicht selten). Die gestauchte Achse, von der zahlreiche Niederblätter[2] ausladen, erscheint verhältnismäßig hoch zu ihrem geringen Durchmesser. Sie besteht, abgesehen von zahlreichen, schleimführenden Raphidenzellen, aus einem parenchymatischen, reichlich Stärkekörner enthaltenden Grundgewebe, in dem regellos, nach den verschiedensten Richtungen hin sich erstreckend, leptozentrisch gebaute Gefäßbündel verlaufen.[3] Die älteste (äußerste) Zwiebelschuppe ist nach außen hin vollkommen geschlossen, geradeso wie die weiter nach innen zu gelegenen. Nur an den jüngsten, dem Vegetationspunkt zunächst gebildeten Blattanlagen sind die Ränder der Blattscheide noch nicht verwachsen. Dort erscheint eine kurze Lamina ausgebildet, die im Verlaufe fortschreitenden Wachstums zugrundegeht. Die einzelnen Zwiebelschalen sind daher, entwicklungsgeschichtlich betrachtet, auch hier nichts anderes als die Scheidenteile von Blättern, an denen die eigentliche Lamina geschrumpft, eingetrocknet ist. Reste hievon sind immer an der Kuppe der Zwiebel zu beobachten.[4]

Was den Bau einer einzelnen Zwiebelschale anbetrifft, so ist er, anatomisch-physiologisch betrachtet, als ein überaus zweckmäßiger

---

[1] Wettstein erwähnt »Zwiebel assimilierend«. Vgl. Wettstein: Handbuch der systematischen Botanik, 3. Auflage (1924), p. 868.

[2] Engler sagt in Engler und Prantl's nat. Pflanzenfamilien (Liliaceae, II. Teil, Abtlg. 5, p. 38), daß nur wenige fleischige Niederblätter vorhanden sind. Diese Angabe stimmt nicht mit meinen Beobachtungen.

[3] Manchmal lassen sich auch Übergänge von kollateralen zu diesen beobachten.

[4] Manchmal rühren diese auch von typischen Laubblättern her, wie sie für die Jugendform der Pflanze charakteristisch sind, an alten Zwiebeln aber nur ausnahmsweise auftreten.

zu bezeichnen. Die einzelnen Zwiebelschalen weisen ebendort, wo der größte Durchmesser der Zwiebel liegt, auch die größte Dicke auf. Gegen die Basis, d. h. in der Richtung ihrer Insertion an der Achse, und die Spitze zu werden sie allmählich dünner. Der Hauptmasse nach bestehen sie aus großen, mehr minder kugeligen, einen wässerigen Inhalt, nur wenig feinkörniges Plasma führenden Parenchymzellen, zwischen denen große Interzellularräume ausgebildet erscheinen. Es ist ein typisches Wassergewebe. Gegen die morphologische Unterseite, das ist die konvexe Außenseite der Zwiebel, werden die Zellen des Wassergewebes allmählich kleiner und gehen in eine aus 2 bis 3 Zellagen bestehende Schichte chlorophyllführender Zellen, die an die äußere, untere Epidermis grenzt, über. Daß diese Elemente auch für die Assimilation eine gewisse Rolle spielen (Stärke ließ sich in den Chloroplasten, die feinkörnig erscheinen, nicht nachweisen) erhellt schon daraus, daß zwischen den radial und tangential gestellten Zellwänden mit Ausnahme jener, die an die Oberhaut grenzen, große Interzellularräume zur Herstellung eines regen Gaswechsels ausgebildet sind. Die Epidermiszellen, mit einer verhältnismäßig dünnen Cuticula versehen, sind tafelförmig gestaltet, sehr oft reihenförmig, in der Längsrichtung der Stammachse, angeordnet, von der Fläche gesehen viereckig, manchmal auch polygonal gestaltet mit grob gewellten Längswänden. Zwischen den Epidermiszellen treten nur wenige Spaltöffnungsapparate auf, die, mit einem deutlich ausgebildeten Vorhofe versehen, etwas vertieft gelagert sind im Vergleich zu den sie umgebenden Elementen. Die Schließzellen sind gewöhnlich in der Längsrichtung der Zwiebelschuppen orientiert. Die nach innen, d. i. gegen die konkave, morphologische Oberseite zu gelegene Hälfte einer Zwiebelschale zeigt annähernd denselben Bau wie die äußere Partie, nur erscheinen alle einzelnen Elemente infolge des hyponastischen Wachstums der Zwiebelschuppen flach zusammengedrückt, verhältnismäßig wenig hoch. Die chlorophyllführende Schicht ist gewöhnlich nur auf eine einzige Zellage beschränkt. (Manchmal ist auch diese nicht deutlich ausgebildet.) Erwähnenswert ist, daß die nach innen zu unter der Oberfläche der Zwiebel gelegenen Zwiebelschuppen noch in verhältnismäßig großer Tiefe durch Chloroplasten grün gefärbt sind, eine Erscheinung, die wohl auf die große Durchlässigkeit der Gewebe für die chlorophyllbildenden Strahlen hindeutet. Es waren z. B. an einer Zwiebel, deren größter Durchmesser 7·6 *cm*, deren Höhe 6 *cm* betrug, die acht zu äußerst gelegenen Schalen (im ganzen waren zwölf makroskopisch deutlich erkennbar) bis zu einer Tiefe von 2·4 *cm* mit freiem Auge wahrnehmbar, deutlich grün. Die Epidermiszellen der morphologischen Oberseite[1] sind ganz ähnlich gestaltet wie die der Unterseite, nur sind sie noch flacher wie letzterwähnte. Spaltungsapparate kommen äußerst selten vor. Zwischen den einzelnen

[1] Die Cuticula ist auch hier schwach ausgebildet.

© Verlag Akademie der Wissenschaften, Wien; download unter www.biologiezentrum.at

kultiviert sind sie so, wie Irmisch beschreibt (ich habe dies oftmals gesehen), am Lichte ergrünen sie. (Goebel bezeichnet sie auch als grün gefärbt.[1] Die zahlreichen Exemplare, die mir zu meinen Versuchen dienten, wurden stets in der Art herangezogen, daß die Zwiebeln sich ganz außerhalb der Erde befanden, nur dem Boden aufsaßen.) Bei der Kultur zeigte es sich, daß die Sprosse zu ihrer Entwicklung aus dem Reservestoffbehälter verhältnismäßig wenig Wasser benötigen. Von diesem Gesichtspunkt aus erschien es bei dieser, an eine xerophytische Lebensweise angepaßten Pflanze nicht uninteressant, den anatomischen Bau der Zwiebel zu untersuchen, da Irmisch denselben nur ganz allgemein, nebenbei in einer Fußnote (l. c. p. 435) abhandelt.

Die Zwiebel weist im älteren Zustand eine mehr minder kugelige Gestalt auf; gewöhnlich erscheint sie von oben herab stark abgeplattet, so daß die Höhe der Zwiebel bedeutend geringer ist als ihr größter Durchmesser. In der Jugend ist sie oftmals eiförmig gestaltet, wie schon Irmisch angibt, mit nach oben ausgezogener Spitze. Im vorgeschrittenen Alter, nach Verlauf von mehreren Jahren, kann sie eine ganz bedeutende Größe erreichen (ein Durchmesser von mehr als 10 *cm* bei einer Höhe von 6 bis 7 *cm* ist nicht selten). Die gestauchte Achse, von der zahlreiche Niederblätter[2] ausladen, erscheint verhältnismäßig hoch zu ihrem geringen Durchmesser. Sie besteht, abgesehen von zahlreichen, schleimführenden Raphidenzellen, aus einem parenchymatischen, reichlich Stärkekörner enthaltenden Grundgewebe, in dem regellos, nach den verschiedensten Richtungen hin sich erstreckend, leptozentrisch gebaute Gefäßbündel verlaufen.[3] Die älteste (äußerste) Zwiebelschuppe ist nach außen hin vollkommen geschlossen, geradeso wie die weiter nach innen zu gelegenen. Nur an den jüngsten, dem Vegetationspunkt zunächst gebildeten Blattanlagen sind die Ränder der Blattscheide noch nicht verwachsen. Dort erscheint eine kurze Lamina ausgebildet, die im Verlaufe fortschreitenden Wachstums zugrundegeht. Die einzelnen Zwiebelschalen sind daher, entwicklungsgeschichtlich betrachtet, auch hier nichts anderes als die Scheidenteile von Blättern, an denen die eigentliche Lamina geschrumpft, eingetrocknet ist. Reste hievon sind immer an der Kuppe der Zwiebel zu beobachten.[4]

Was den Bau einer einzelnen Zwiebelschale anbetrifft, so ist er, anatomisch-physiologisch betrachtet, als ein überaus zweckmäßiger

---

[1] Wettstein erwähnt »Zwiebel assimilierend«. Vgl. Wettstein: Handbuch der systematischen Botanik, 3. Auflage (1924), p. 868.

[2] Engler sagt in Engler und Prantl's nat. Pflanzenfamilien (Liliaceae, II. Teil, Abtlg. 5, p. 38), daß nur wenige fleischige Niederblätter vorhanden sind. Diese Angabe stimmt nicht mit meinen Beobachtungen.

[3] Manchmal lassen sich auch Übergänge von kollateralen zu diesen beobachten.

[4] Manchmal rühren diese auch von typischen Laubblättern her, wie sie für die Jugendform der Pflanze charakteristisch sind, an alten Zwiebeln aber nur ausnahmsweise auftreten.

zu bezeichnen. Die einzelnen Zwiebelschalen weisen ebendort, wo der größte Durchmesser der Zwiebel liegt, auch die größte Dicke auf. Gegen die Basis, d. h. in der Richtung ihrer Insertion an der Achse, und die Spitze zu werden sie allmählich dünner. Der Hauptmasse nach bestehen sie aus großen, mehr minder kugeligen, einen wässerigen Inhalt, nur wenig feinkörniges Plasma führenden Parenchymzellen, zwischen denen große Interzellularräume ausgebildet erscheinen. Es ist ein typisches Wassergewebe. Gegen die morphologische Unterseite, das ist die konvexe Außenseite der Zwiebel, werden die Zellen des Wassergewebes allmählich kleiner und gehen in eine aus 2 bis 3 Zellagen bestehende Schichte chlorophyllführender Zellen, die an die äußere, untere Epidermis grenzt, über. Daß diese Elemente auch für die Assimilation eine gewisse Rolle spielen (Stärke ließ sich in den Chloroplasten, die feinkörnig erscheinen, nicht nachweisen) erhellt schon daraus, daß zwischen den radial und tangential gestellten Zellwänden mit Ausnahme jener, die an die Oberhaut grenzen, große Interzellularräume zur Herstellung eines regen Gaswechsels ausgebildet sind. Die Epidermiszellen, mit einer verhältnismäßig dünnen Cuticula versehen, sind tafelförmig gestaltet, sehr oft reihenförmig, in der Längsrichtung der Stammachse, angeordnet, von der Fläche gesehen viereckig, manchmal auch polygonal gestaltet mit grob gewellten Längswänden. Zwischen den Epidermiszellen treten nur wenige Spaltöffnungsapparate auf, die, mit einem deutlich ausgebildeten Vorhofe versehen, etwas vertieft gelagert sind im Vergleich zu den sie umgebenden Elementen. Die Schließzellen sind gewöhnlich in der Längsrichtung der Zwiebelschuppen orientiert. Die nach innen, d. i. gegen die konkave, morphologische Oberseite zu gelegene Hälfte einer Zwiebelschale zeigt annähernd denselben Bau wie die äußere Partie, nur erscheinen alle einzelnen Elemente infolge des hyponastischen Wachstums der Zwiebelschuppen flach zusammengedrückt, verhältnismäßig wenig hoch. Die chlorophyllführende Schicht ist gewöhnlich nur auf eine einzige Zellage beschränkt. (Manchmal ist auch diese nicht deutlich ausgebildet.) Erwähnenswert ist, daß die nach innen zu unter der Oberfläche der Zwiebel gelegenen Zwiebelschuppen noch in verhältnismäßig großer Tiefe durch Chloroplasten grün gefärbt sind, eine Erscheinung, die wohl auf die große Durchlässigkeit der Gewebe für die chlorophyllbildenden Strahlen hindeutet. Es waren z. B. an einer Zwiebel, deren größter Durchmesser 7·6 *cm*, deren Höhe 6 *cm* betrug, die acht zu äußerst gelegenen Schalen (im ganzen waren zwölf makroskopisch deutlich erkennbar) bis zu einer Tiefe von 2·4 *cm* mit freiem Auge wahrnehmbar, deutlich grün. Die Epidermiszellen der morphologischen Oberseite[1] sind ganz ähnlich gestaltet wie die der Unterseite, nur sind sie noch flacher wie letzterwähnte. Spaltungsapparate kommen äußerst selten vor. Zwischen den einzelnen

[1] Die Cuticula ist auch hier schwach ausgebildet.

© Verlag Akademie der Wissenschaften, download unter www.biologiezentrum.at

Elementen des Wassergewebes befinden sich zahlreiche lange, Raphidenbündel führende Schleimzellen, die eine Streckung in der Längsrichtung der Zwiebelachse aufweisen. Sie sind unregelmäßig gelagert, oftmals der morphologischen Unterseite der Zwiebelschale genähert. In den Zwiebelschuppen verlaufen, in der Längsrichtung dieser sich erstreckend, unregelmäßig verteilt, untereinander Anastomosen bildend, kollateral gebaute Gefäßbündel, die mit einer typischen Leitscheide versehen sind, in der sich gewöhnlich zahlreiche einfache und zusammengesetzte Stärkekörner nachweisen lassen. Die an die Leitscheide grenzenden Grundgewebszellen

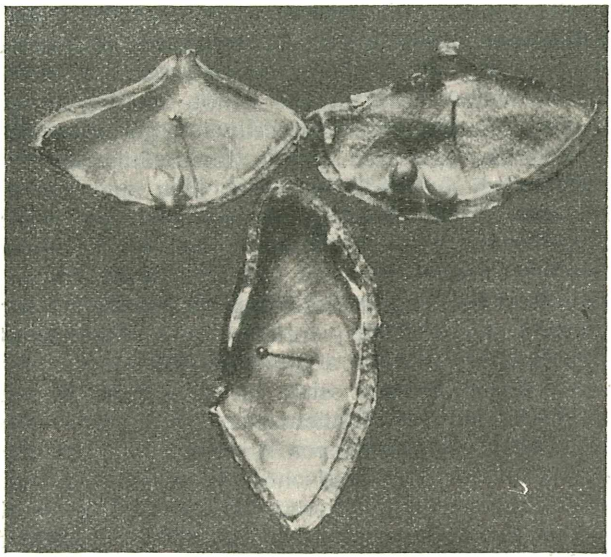

Fig. 1. Drei Teile (und zwar die oberen) von Zwiebelschalen mit verschieden stark entwickelten Zwiebelchen, beziehungsweise Anlagen von solchen (zirka $2^1/_2$ Monate nach der Operation). Verkl.: 1 1·7.

erscheinen in senkrechter Richtung zum Verlauf der Leitbündel in die Länge gestreckt, wodurch wohl die Wasserzufuhr zu dem Hadromteil erleichtert wird. Die Membranen eben erwähnter Sammelzellen sind oftmals an einzelnen Stellen verholzt (mit Phlorogluzin + Salzsäure nachgewiesen), eine Erscheinung, die auf das hohe Wasserhaltungsvermögen der Zellwände hinweist.[1]

Zum Schluß soll noch auf die sehr ausgeprägte Fähigkeit der Zwiebelschuppen, selbst unter den ungünstigsten Vegetationsverhältnissen, Zwiebeln durch Adventivbildungen[2] zu erzeugen, hingewiesen werden. Wenn man Zwiebelschalen (beziehungsweise nicht allzu

[1] Vgl. Porsch O.: Zur physiologischen Bedeutung der Verholzung. Ber. d. Deutschen botan. Ges., Bd. 44 (Jahrg. 1926), p. 137 ff.

[2] Vgl. Stingl G.: Über regenerative Neubildungen isolierten Blättern phanerogamer Pflanzen. Flora, Bd. 99 (109), p. 178 ff.

kleine Teile dieser) durch einen scharf geführten Schnitt von der Achse so abtrennt, daß von derselben keine Spur an dem Niederblatt zurückbleibt, bemerkt man nach 4 bis 6 Wochen (manchmal auch früher), daß an der basalwärts gelegenen Schnittfläche (d. i. an der gegen den Zwiebelkuchen gewendeten Seite) ebendort, wo Gefäßbündel durchschnitten wurden, sich ein deutlich ausgebildeter Callus in Form einer Protuberanz[1] bildet. Sämtliche anderen Teile der verwundeten Zwiebelschale werden durch ein typisches Wundperiderm der Außenwelt gegenüber abgeschlossen. Aus dem am stärksten ausgebildeten Callus entwickelt sich, und zwar immer gegen

Fig. 2. Der calottenähnliche oberste Teil einer Zwiebel, bestehend aus mehreren ineinander geschachtelten Niederblättern. An einem hat sich ein Zwiebelchen entwickelt, das auch abwärts gewachsen war, da kein Raum zur normalen Ausbildung (nach aufwärts) zur Verfügung stand. Nat. Gr.

die Innenseite d. h. die morphologische Oberseite der Zwiebelschale zu, auf dem Weg einer Adventivbildung gewöhnlich in Einzahl ein Zwiebelchen (manchmal entstehen auch mehrere). Die Gestalt desselben ist dadurch auffällig, daß an dem oberen Ende einer gestauchten, 1 bis 2 *mm* langen Achse sich die ersten Blattanlagen in Gestalt von Niederblättern (manchmal sind diese bereits geschlossen) bilden. Ein solches Zwiebelchen macht den Eindruck, als ob es auf einem ganz kurzen Sockel sitzen würde (Fig. 1). Zeitweilig treten an dem unteren Ende dieses auch Wurzelanlagen auf.[2]

Alle diese Vorgänge spielen sich selbst in der verhältnismäßig trockenen Atmosphäre eines Raumes bei Zimmertemperatur im Tageslicht ab (bei meinen Versuchen herrschte Ostlicht), ohne daß

---

[1] Man muß nur Sorge tragen, daß die Schnittfläche nicht direkt einem natürlich indifferenten Substrate aufliegt, damit die Neubildung nicht durch das Gewicht der Zwiebelschale aufgehalten wird.

[2] Vgl. Werner O.: Grenzentwicklungen sukkulenter Pflanzen I. Die Entwicklungsmöglichkeit von Wurzeln bei *Sedum reflexum* L. in trockener Luft. Biologia generalis, Bd. III (1927), p. 355.

den Teilstücken einer Zwiebelschuppe, die zum Beispiel auf einem Tische lagen, irgendwie jemals ein Tropfen Wasser zugeführt werden mußte.[1] Die Adventivbildungen entwickeln sich um so mächtiger, je größer die Niederblattstücke sind. Diese schrumpfen und trocknen schließlich ganz ein, sobald das in ihnen aufgespeicherte Wasser nebst den vorhandenen Reservestoffen durch die Adventivbildungen aufgebraucht ist. Daß verhältnismäßig kleine Stücke von Zwiebelschalen imstande sind, Zwiebeln von ziemlicher Größe zu produzieren, zeigt Fig. 2.

Es liegt demnach hier bei der Bildung eines Regenerates hinsichtlich der Wasserversorgung[2] ein analoger Fall vor, wie bei *Sedum Stahlii*.[3] Ein Unterschied besteht nur darin, daß bei letzterwähnter Pflanze das Wasser samt den Bildungsstoffen in einem typischen Assimilationsorgan, dem »Bruchslatt«,[4] festgehalten wird, während es bei *Bowiea* in einem Niederblatt gespeichert erscheint.

Zusammenfassung.

1. Die Etiolementserscheinungen des Sproßsystems dieser monokotylen Pflanze sind dadurch auffällig, daß das Wachstum der Haupt- und Nebenachsen ein und desselben Exemplars bei gänzlicher Abwesenheit von Licht durchaus verschieden verläuft. Während die einzelnen Internodien der Hauptsprosse im großen und ganzen länger werden, als dies bei Lichtpflanzen der Fall ist, bleiben die Seitenachsen erster Ordnung (nur solche werden überhaupt gebildet) überall stets ganz kurz, unentwickelt. Bei normal kultivierten Pflanzen ist gerade das umgekehrte Verhältnis hinsichtlich der Längsentwicklung der Haupt- und Seitensprosse zu beobachten.

2. Nicht allzu kleine Teile eines Niederblattes, von denen die Achse (der Zwiebelkuchen) ganz abgetrennt ist, sind befähigt, allein mit Hilfe des in ihnen aufgespeicherten Wassers, ohne daß solches von aussen geboten wird, unter Verwendung der vorhandenen Bildungsstoffe Regenerate in Form von Zwiebelchen zu bilden. Sie entstehen stets an der basalwärts gelegenen Schnittfläche, verhältnismäßig rasch nach der Operation in der Gegend der Gefäßbündel.

3. Der Bau einer einzelnen Zwiebelschuppe steht vollkommen im Einklang einerseits mit seiner Funktion als Wasserspeicher, anderseits mit der eines Assimilationsorgans.

---

[1] Ich habe in zahlreichen Fällen auf diese Weise im Laufe von 5 Monaten (Juni bis Oktober) Zwiebelchen mit einem Durchmesser von 1 *cm* herangezogen.

[2] Ganz ähnlich scheinen sich nach Goebel die Zwiebelschuppen von *Hyacinthus* und *Urginea* zu verhalten. Vgl. Goebel: Einleitung in die experimentelle Morphologie, p. 159 ff.

[3] Goebel: l. c. p. 139.

[4] Goebel: l. c. p. 57 und Organographie, p. 31.